УДК 597.554(282.247.32)

К ИЗУЧЕНИЮ МОРФОЛОГИИ ДНЕПРОВСКИХ РЫБ РОДА ЕЛЬЦОВЫХ (*LEUCISCUS*, CYPRINIDAE) И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СХОДСТВА

П. И. Павлов, А. Я. Щербуха

(Институт зоологии АН УССР)

Елец—*Leuciscus leuciscus* (L.), бобырец—*L. borysthenicus* (Kessl.), голавль — *L. cephalus* (L.) и язь — *L. idus* (L.) — рыбы рода ельцовых Днепра. Морфология их изучена недостаточно, степень их межвидового сходства в литературе не освещена. Подобные исследования возможны лишь на основании серийных материалов, обработанных по единой схеме. Такие данные о ельцовых собраны в 1946—1949 гг. на Днепре близ г. Ржищева (елец, язь), в оз. Ленина (голавль) и в дельте Днепра (бобырец). Материалы обработаны по общепринятой методике с применением вариационной статистики (Правдин, 1939).

Прежде чем рассматривать таксономические отношения в роде ельцовых, следует указать морфологические признаки видов. Правда, по разным причинам не у каждого из них изучена половая и размерно-возрастная изменчивость пластических признаков, в связи с чем о последних при описании видов приводятся лишь некоторые сведения. В общем виде, независимо от половой принадлежности особей, пластические признаки ельцовых Днепра приведены в табл. 1, а меристические признаки — при описании каждого вида.

Таблица 1

Характеристика пластических признаков видов рыб рода ельцовых Днепра

Признак	Елец, n = 70	Бобырец, n = 38	Голавль, n = 23	Язь, n = 73
	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m
Длина тела L, *см*	12,86±0,09	8,34±0,26	29,19±0,65	28,00±0,37
В % длины тела:				
Высота тела H	23,19±0,11	26,42±0,28	26,12±0,27	31,28±0,18
Высота тела h	8,78±0,10	8,60±0,14	10,59±0,07	11,22±0,05
Антедорсальное расстояние	50,87±0,19	54,62±0,22	53,07±0,22	53,15±0,19
Постдорсальное расстояние	40,15±0,16	36,19±0,33	37,85±0,25	37,21±0,14
Антевентральное расстояние	50,05±0,17	48,68±0,19	49,51±0,26	49,69±0,24
Антеанальное расстояние	69,67±0,23	68,39±0,32	71,99±0,39	71,38±0,28
Расстояние P—V	27,66±0,17	22,98±0,19	26,51±0,26	26,55±0,15
Расстояние V—A	21,64±0,15	21,05±0,23	23,55±0,26	24,07±0,16
Длина хвостового стебля	22,65±0,12	20,71±0,20	20,29±0,21	20,96±0,12
Длина основания D	10,43±0,07	11,17±0,16	10,34±0,11	11,82±0,09
Высота D	18,29±0,11	17,29±0,29	17,29±0,25	19,82±0,15
Длина основания A	9,76±0,10	12,86±0,18	10,42±0,11	12,06±0,10
Высота A	14,51±0,11	13,12±0,24	13,68±0,21	15,89±0,15

Продолжение табл. 1

Признак	Елец, n = 70	Бобырец, n = 38	Голавль, n = 23	Язь, n = 73
	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m
Длина P	16,41±0,12	15,53±0,25	19,16±0,16	18,27±0,12
Длина V	13,92±0,10	14,29±0,19	15,37±0,14	15,64±0,11
Длина верхней лопасти C	21,32±0,13	18,29±0,25	20.02±0,15	20,96±0,16
Длина нижней лопасти C	21,41±0,14	17,62±0,23	20,35±0,34	21,37±0,19
Длины головы	21,68±0,05	25,83±0,15	23,51±0,10	22,63±0,10
В % длины головы:				
Высота головы	67,43±0,37	69,57±0,47	72,57±0,92	82,97±0,59
Длина рыла	28,77±0,24	24,03±0,34	30,72±0,41	26,56±0,21
Длина нижней челюсти	29,96±0,38	34,05±0,36	40,85±0,36	35,69±0,24
Диаметр глаза	25,82±0,26	22,98±0,30	18,29±0,38	20, 53±0,04
Заглазничное пространство	45,72±0,29	45,83±0,51	50,77±0,44	51,91±0,25
Ширина лба	35,55±0,29	36,81±0,44	43,07±0,36	41,27±0,22

Елец. У 44 экз. D III 7(8), M=7,04±0,03; у 45 экз. A III (7) 8 (9), M=8,04±0,06; у 45 экз. чешуй в l.l. (47) $49\frac{7-8}{4-5}$ 53 (55), M=50,64±0,62; у 26 экз. жаберных тычинок 6—9, M=7,39±0,12; у 36 экз. позвонков 40—44, M=41,78±0,17; глоточные зубы: 1.5—5.2, 2.5—5.2, 2.5—4.2.

У самцов ельца по сравнению с самками D и A выше, а P длиннее (M diff. соответственно 3,37, 4,32 и 6,03). Высота D у самцов 18,64±0,14, у самок 17,95±0,15; высота A у самцов 14,92±0,12, у самок 14,09±0,15; длина P у самцов 17,01±0,13, у самок 15,79±0,13 (в процентах к длине тела).

При увеличении длины тела от 5,67±0,08 до 12,86±0,09 *см* наиболее существенно увеличиваются (относительно длины тела) высота H, расстояния P—V и V—A, высота A и (в процентах к длине головы) длина рыла и ширина лба (M diff. 7,48—15,00). Незначительно увеличиваются (в процентах к длине тела) постдорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния и длина P, а также (в процентах к длине головы) высота головы и длина заглазничного пространства (M diff. 3,98—4,67). Одновременно уменьшаются (в процентах к длине тела) длина головы, и (в процентах к длине головы) длина нижней челюсти и диаметр глаза (M diff. 4,90—9,73).

Бобырец. У 37 экз. D III (7) 8, M=7,89±0,06; у 38 экз. A III (8) 9—10, M=8,42±0,10; у 38 экз. чешуй в l.l. $34\frac{7}{3}$ 38(39), M=36,23±0,22; у 35 экз. жаберных тычинок 6—10, M=7,72±0,20; у 35 экз. позвонков 33—36, M=34,51±0,14; глоточные зубы: 2.4—4.2, 2.4—5.2, 2.5—5.2 и др.

Голавль. У 36 экз. D III 8; у 36 экз. A III (8) 9, M=8,88±0,05; у 41 экз. чешуй в l.l. $43\frac{6-7}{3-5}$ 47, M=45,07±0,13; у 33 экз. жаберных тычинок 7—12, M=9,18; у 18 экз. позвонков 39—44, M=41,22; глоточные зубы: 2.5—5.2.

При увеличении длины тела от 8,90±0,24 до 29,19±0,65 *см* увеличиваются (в процентах к длине тела) постдорсальное расстояние и расстояния P—V и V—A, (в процентах к длине головы) длина заглазничного пространства и ширина лба (M diff. 5,00—11,15); уменьшаются (в процентах к длине тела) высота D, длина обеих лопастей C и головы, а также (в процентах к длине головы) диаметр глаза (M diff. 8,70—11,32).

Незначительно увеличиваются (в процентах к длине тела) антеанальное расстояние и (в процентах к длине головы) высота головы, но уменьшаются (в процентах к длине тела) длина и высота A, длина хвостового стебля и головы (M diff. 3,00—4,59).

Я з ь. У 64 экз. D III 8 (9), M=8,06±0,03; у 69 экз. A III (11) 12—13 (14), M=10,89±0,07; у 66 экз. чешуй в l.l. 55 $\frac{8-9(10)}{5-7}$ 61 (62), M==58±0,19; у 55 экз. жаберных тычинок 11—14, M=12,33±0,10; у 14 экз. позвонков 44—45, M=44,30; глоточные зубы: 2.5—5.3 и 3.5—5.3.

У самцов по сравнению с самками тело (H) несколько ниже, но P и V больше (M diff. соответственно 4,44; 3,91 и 3,68). Высота тела (H) у самцов 30,40±0,24, у самок 31,82±0,21; длина P у самцов 18,79±0,14, у самок 17,85±0,19; длина V у самцов 16,03±0,13, у самок 15,33±0,14 (в процентах к длине тела).

При изменении длины тела от 14,16±0,27 до 28,00±0,37 *см* увеличиваются (в процентах к длине тела) высота тела (H и h), а также (в процентах к длине головы) высота головы, длина заглазничного пространства и ширина лба (M diff. 4,82—12,75); уменьшаются (в процентах к длине тела) высота D и A, длина обеих лопастей C, длина головы, и (в процентах к длине головы) диаметр глаза (M diff. 5,72—16,00).

Следует отметить, что у всех рассмотренных видов темп роста различен (табл. 2), следовательно, половое созревание каждого из них наступает при разной длине тела, в разном возрасте. Так, ельцы впервые размножаются на третьем году жизни (Жуков, 1965), бобырцы — на втором-третьем (Троицкий, 1959), голавли — на четвертом-пятом (Жуков, 1965), язи — на третьем-четвертом (Носаль, 1947). Таким образом, все исследованные особи (табл. 1) половозрелые, тело их уже сформировалось и наименее подвержено размерно-возрастной изменчивости (Зырянова, 1959; Усманова, 1971 и др.). Это позволяет, используя данные по морфологии днепровских рыб рода ельцовых, показать их межвидовую общность. Ее показателем является количество признаков, по которым достоверно не различаются сравниваемые виды (рисунок). При этом принимались во внимание все 30 меристических и пластических признаков.

Общность между ельцовыми Днепра обнаружена по таким признакам:

а) между ельцом и бобырцом по количеству лучей в D и A, жаберных тычинок и глоточных зубов, а также по высоте тела, расстоянию V—A, P, длине заглазничного пространства и ширине лба;

Количество признаков, по которым не обнаружено существенных различий между днепровскими видами рода ельцовых:
I — елец; *II* — бобырец; *III* — язь; *IV* — голавль.

б) между ельцом и голавлем по количеству лучей в D, позвонков, глоточных зубов, а также по длине антевентрального расстояния, длине основания D и нижней лопасти C;

в) между ельцом и язем лишь по длине обеих лопастей C;

г) между бобырцом и голавлем по количеству лучей в D, глоточных зубов, а также по высоте тела, длине хвостового стебля, основания D и высоте A;

Таблица 2

Темп роста (l, см) ельцовых Днепра (расчисленные данные)

Вид	Возраст, годы								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Елец	3,6 / 35	8,7 / 35	12,8 / 35	—	—	—	—	—	—
Бобырец	2,2 / 36	4,4 / 36	6,5 / 27	7,8 / 18	8,9 / 6	9,9 / 1	—	—	—
Голавль	4,7 / 22	10,7 / 22	18,8 / 22	23,8 / 19	29,6 / 11	34,0 / 8	35,9 / 6	—	—
Язь	3,0 / 53	7,7 / 53	14,0 / 50	21,5 / 49	26,3 / 42	30,4 / 26	33,8 / 11	35,8 / 4	38,5 / 2

Примечание: числитель — длина тела, знаменатель — количество экземпляров.

д) между бобырцом и язем по количеству лучей в D, а также по длине постдорсального расстояния и длине хвостового стебля;

е) между голавлем и язем по количеству лучей в D, а также по антедорсальному, постдорсальному, антевентральному и антеанальному расстояниям, расстояниям P—V, V—A, длине хвостового стебля, P, нижней лопасти C и заглазничного пространства.

Таким образом, в строении тела, с одной стороны, больше общего между ельцом и бобырцом — видами, особи которых не достигают крупных размеров, с другой стороны — между голавлем и язем — видами, особи которых достигают крупных размеров.

Биометрический анализ днепровских видов рода ельцовых показал количество признаков, по которым они существенно не различаются. Однако степень сходства или различий между ними оценить удовлетворительно нельзя. Это можно сделать лишь методом «точной систематики» или «таксономического анализа» Е. С. Смирнова (1960), позволяющего оценивать в числовом выражении степень таксономического сходства между компонентами исследуемого таксона и показать степень оригинальности того или иного вида.

Для вычисления таксономических отношений между рассмотренными видами их меристические и пластические признаки были соответственно подготовлены (Шмидт, 1962; Смирнов, 1971). Коэффициенты внутривидового (t_{xx}) и межвидового (t_{xy}) таксономического сходства вычисляли по формулам (Смирнов, 1966):

$$t_{xx} = \frac{s}{n}\sum_{n}\left(\frac{1}{\beta_l}\right) - 1, \qquad t_{xy} = \frac{s}{n}\sum_{f}\left(\frac{1}{\beta_l}\right) - 1,$$

где s — число видов, n — число всех признаков, по которым проводится сравнение, β_l — фреквенция признака, f — число совпадающих признаков. При этом положительное значение t_{xy} свидетельствует о сходстве сравниваемых видов, отрицательное — о различии, а абсолютная величина показывает степень сходства или различия.

Полученные результаты представлены в табл. 3. Если не принимать во внимание внутривидовые значения t_{xx} (расположенные по диагонали таблицы), то для всех исследованных видов получены отрицательные взаимные t. Следовательно, рассматриваемые виды рода ельцовых являются «хорошими» видами, четко различающимися по морфологическим признакам. Судя по абсолютным значениям t, степень отличия каждого

вида от трех других различна. Степень оригинальности ельца (S_1), бобырца (S_3) и язя (S_4) одинакова; наименее оригинален голавль (S_2).

Следует сказать, что результаты таксономического анализа рода ельцовых Днепра в основном совпадают с выводами, полученными биометрическим методом. Но результаты первого более наглядно иллюстрируют таксономическое сходство исследованных видов и их оригинальность. На основании этих данных можно сделать заключение, что род ельцовых в Днепре представляет собой гомогенное целое, т. е. его нельзя разбить на подгруппы — подроды и более мелкие единицы.

Таблица 3

Таксономические отношения (t) в роде ельцовых Днепра

Вид*	S_1	S_2	S_3	S_4
S_1	+1,08	−0,35	−0,21	−0,52
S_2	−0,35	+0,74	−0,35	−0,04
S_3	−0,21	−0,35	+1,08	−0,52
S_4	−0,52	−0,04	−0,52	+1,08

* Обозначения S_{1-4} см. в тексте.

Однако, используя для таксономического анализа лишь морфологические признаки, можно сделать неправильные выводы. Так, язь, в отличие от других видов рода ельцовых, по количеству глоточных зубов, не отличается от красноперки — *Scardinius erythrophthalmus* (*L.*). У них же обнаруживается сходство и по некоторым пластическим признакам. В связи с этим вычислены таксономические отношения между указанными выше четырьмя видами рода ельцовых и и красноперкой из низовьев Днепра (Щербуха, 1965). В результате этого (табл. 4) можно сделать вывод, что язь и красноперка образуют

Таблица 4

Таксономические отношения (t) в родах ельцовых и красноперки Днепра

Вид*	S_1	S_2	S_3	S_4	S_5
S_1	+1,18	−0,22	−0,14	−0,45	−0,37
S_2	−0,22	+0,92	−0,31	−0,10	−0,29
S_3	−0,14	−0,31	+1,32	−0,54	−0,33
S_4	−0,45	−0,10	−0,54	+0,83	+0,26
S_5	−0,37	−0,29	−0,33	+0,26	+0,73

* Обозначения S_{1-4} см. в тексте, S_5 — красноперка.

подразделение, построенное по принципу конгрегаций — скоплений систематически близких компонентов исследуемого таксона (Смирнов, 1960). При этом следует иметь в виду, что для таксономического анализа морфологические признаки красноперки не осреднялись с признаками видов рода ельцовых, как это рекомендуется (Шмидт, 1962). Таким образом, хотя язь и красноперка различаются по биологическим особенностям (Жуков, 1965; Коблицкая, 1966), но по морфологическим признакам они близки.

В связи с изложенным необходимо отметить следующее. Общеизвестно, что система семейств рыб строится преимущественно по признакам взрослых особей. По мнению В. Н. Беклемишева (1925 — цит. по Ковалеву, 1968), система, построенная лишь на одной группе признаков, есть частная система. Однако предполагается, что она тождественно отражает общую систему, основанную на генеральной совокупности признаков, т. к. сама морфология является тождественным отражением генетических и биохимических свойств организма и в свою очередь определяет его экологию. Это заключение в отношении рыб, как показано вы-

ше, по-видимому, не приемлемо. Метод таксономического анализа Е. С. Смирнова позволяет сопоставлять не только количественные, но и качественные признаки видов. Исходя из того, что вид у рыб следует рассматривать как комплекс своеобразных популяций, объединяющихся не столько морфологическими особенностями, сколько общей реакцией на изменения внешней среды и направление отбора (Шварц и др., 1968), при исследовании таксонов рыб в таксономический анализ необходимо включать вместе с морфологическими и другие группы признаков (экологические, физиологические, генетические и др.). В связи с последним степень таксономического сходства видов рода ельцовых, их оригинальности, как и структура всего рода, может несколько измениться. А при включении в анализ и красноперки степень таксономического различия между ней и язем увеличится.

ЛИТЕРАТУРА

Жуков П. И. 1965. Рыбы Белоруссии. Минск.
Зырянова Н. И. 1959. Возрастная изменчивость некоторых морфологических признаков плотвы. Вопр. ихтиол., в. 13.
Коблицкая А. Ф. 1966. Определитель молоди рыб дельты Волги. М.
Ковалев В. Г. 1968. Применение таксономического анализа в систематике двукрылых. Зоол. журн., т. XLVII, в. 5.
Носаль П. Д. 1947. Матеріали до екології риб Дніпра в районі Канівського біогеографічного заповідника. Зб. праць Канів. біогеограф. запов., т. II, в. 2.
Правдин И. Ф. 1939. Руководство по изучению рыб. Л.
Смирнов Е. С. 1960. Таксономический анализ рода. Журн. общ. биол., т. XXI, № 2.
Его же. 1966. О выражении таксономического сходства. Там же, т. XXVII, № 2.
Его же. 1971. О кодировании признаков для таксономического анализа. Там же, т. XXXII, № 2.
Троицкий С. К. 1959. Бобырец [Leuciscus borysthenicus (Kessler)] в бассейне Кубани. Вопр. ихтиол., в. 13.
Усманова Р. Г. 1971. Половой диморфизм, возрастная и локальная изменчивость туркестанского усача Barbus capito conocephalus Kessler бассейна р. Кашкардарья. Там же, т. 11, в. 2(67).
Шварц С. С., Ищенко В. Г., Добринская Л. А., Амстиславский А. З., Брусынина И. Н., Паракецов И. А., Яковлева А. С. 1968. Скорость роста и размеры мозга у рыб. Зоол., журн., т. XLVII, в. 6.
Шмидт В. М. 1962. О методике таксономического анализа Е. С. Смирнова и некоторых возможностях его применения в ботанике. Ботан. журн., т. 47, № 11.
Щербуха А. Я. 1965. Промысловые рыбы нижнего течения Южного Буга. Автореф. канд. дисс. Днепропетровск.

Поступила 1.XI 1969 г.

ON STUDYING MORPHOLOGY OF THE DNIEPER FISH FROM THE *LEUCISCUS* (CYPRINIDAE) GENUS AND THEIR TAXONOMIC AFFINITY

P. I. Pavlov, **A. Ya. Shcherbukha**

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

The article deals with a description of meristic and plastic characters and data on growth of *Leuciscus leuciscus* (L.), *L. borysthenicus* (Kessl.), *L. cephalus* (L.) and *L. idus* (L.) from the Dnieper.

As a result of pair comparison of morphological characters of all four species by means of biometrical methods the number of characters is shown by which the species under consideration do not differ. The processing of these data by E. S. Smirnov's method of taxonomic analysis permitted the degree of morphological similarity of the *Leuciscus* species and degree of uniqueness in each of them to be shown and a conclusion on the *Leuciscus* genus structure to be made. At the same time it is shown that the conclusions on the taxon structure of fish are scanty if they are based only on the data of fish morphology.